

Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): Historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados

Alfredo E. ZURITA¹, Gustavo J. SCILLATO-YANÉ², Martín CIANCIO², Martín ZAMORANO² & Laureano GONZÁLEZ RUIZ³

¹Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste. Ruta 5, km 2,5 cc 128 (3400), Argentina. aezurita74@yahoo.com.ar. ²División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. scillato@fcnym.unlp.edu.ar; mciancio@fcnym.unlp.edu.ar; marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar. ³Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad (LIEB), Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco" sede Esquel (UNPSJB), Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP-CONICET), Roca 780, 9200, Esquel, Chubut, Argentina. gonzalezlaureano@yahoo.com.ar

Resumen. Los Glyptodontidae constituyeron uno de los clados de Cingulata (Mammalia, Xenarthra) con mayor éxito de América del Sur. Durante su extensa historia evolutiva (Eoceno tardío-Holoceno temprano), es posible observar dos etapas claramente diferenciables. En su etapa inicial (Eoceno tardío-Oligoceno), todos los registros están circunscriptos al sur de América del Sur, desde la región Patagónica hasta Bolivia. Su diversidad está limitada a las subfamilias Glyptatelinae y Propalaeohoplophorinae y se conocen solo a partir de fragmentos de la coraza dorsal. Ya durante el Neógeno y Cuaternario se observa una progresiva e importante diversificación y ampliación en la distribución latitudinal de los Glyptodontidae. A lo largo de toda su historia evolutiva, la mayor diversidad de gliptodontes estuvo siempre centrada en ámbitos australes, donde el grupo muestra una importante diferenciación taxonómica con respecto a las formas del norte de América del Sur. En este escenario resulta posible que el mega-humedal "Pebas" (Mioceno medio) haya jugado un importante papel en el aislamiento y posterior evolución independiente de la diversidad de gliptodontes del norte y sur de América del Sur.

Palabras clave: Glyptodontidae, América del Sur, Diversidad, Evolución, Cenozoico.

Abstract. Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): biogeographic and phylogenetic aspects of a particular group of armored mammals. Xenarthra Glyptodontidae constitutes one of the most successful clade in South America, becoming extinct in the early Holocene. During its extensive evolutionary history (late Eocene-early Holocene), two different phases are clearly recognizable. In its initial stage (late Eocene-Oligocene), all the records are restricted to southern South America, from the Patagonian region in Argentina to Bolivia. In this period its diversity was limited to the subfamilies Glyptatelinae and Propalaeohoplophorinae, which are only known on the basis of osteoderms of the dorsal carapace. A second phase including the Neogene and Quaternary periods is characterized by a progressive and evident taxonomic diversification, reaching also an important latitudinal distribution. Along the phylogenetic history of Glyptodontidae, southern South America included the largest taxonomic diversification when compared to northern areas (where the only certain records belong to the subfamily Glyptodontinae). In this scenario, it seem possible that the "Pebas mega-wetland system" had played a central role during middle Miocene isolating both the southern and northern populations of glyptodonts and stimulating independent phylogenetic process.

Key Word: Glyptodontidae. South America. Diversity. Evolution. Cenozoic.

INTRODUCCIÓN

En el contexto de la particular historia biogeográfica del Cenozoico en América del Sur, uno de los grupos de mamíferos con mayor éxito evolutivo estuvo indudablemente constituido por los Xenarthra, a pesar de que su diversidad actual es una pobre

representación de la que alcanzaron en ciertos períodos de los últimos 60 millones de años (Scillato-Yané, 1982).

Si bien el origen de los xenartros y las relaciones filogenéticas con los otros grandes clados de mamíferos es materia de discusión, la evidencia disponible hasta la actualidad ubica su origen en América del Sur, muy posiblemente durante el Cretácico temprano (Delsuc & Douzery, 2008). Sin embargo, hasta el momento no se han encontrado restos de antigüedad mayor al Eoceno temprano, que puedan confirmar estas estimaciones realizadas a partir de relojes moleculares. En la actualidad son interpretados como el grupo hermano de los Afrotheria, como parte integrante de los Atlantogenata (Asher *et al.*, 2009). Aunque también podrían constituir el grupo hermano de todos los demás Eutheria (Scillato-Yané, 1986; O'Leary *et al.*, 2013). Desde un punto de vista sistemático, se reconocen tres grandes clados: Tardigrada + Vermilingua (Pilosa) y Cingulata (Gunnell & Rose, 2008).

En este contexto, los Cingulata representan el grupo de registro fósil más temprano y están caracterizados, entre otras sinapomorfias, por la presencia de una coraza dorsal que los cubre y protege el cuerpo (Engelmann, 1985), así como la fusión del axis con varias de las vértebras cervicales y la fusión distal y proximal de la tibia y fíbula (Gaudin & Wible, 2006). En concordancia con esto, la evidencia molecular también soporta la monofilia de este grupo (Delsuc *et al.*, 2002). Precisamente, los registros más tempranos de xenartros corresponden a Cingulata Dasypodidae del Paleógeno (Eoceno temprano) del actual territorio de Brasil, *Riostegotherium yanei* (Scillato-Yané, 1976, como *Prostegotherium* aff. *astrifer*; Olivera & Berqvist, 1998).

Pero sin dudas, uno de los grupos extintos más representativos dentro de los Cingulata son los Glyptodontidae, actualmente interpretados por varios autores como grupo hermano de los Pampatheriidae, constituyendo el clado Glyptodontoidea (Porpino *et al.*, 2010; Gois-Lima, 2013). Los registros más antiguos de gliptodontes provienen del Eoceno tardío en tanto que sus últimos hallazgos se registran durante el Holoceno más temprano (ambos en Argentina), alcanzando en algunos momentos del Cenozoico una notable diversidad y enormes tamaños, especialmente durante el Oligoceno y Pleistoceno (Scillato-Yané, 1977; Scillato-Yané & Carlini, 1998; Vizcaíno *et al.*, 2011; Soibelzon *et al.*, 2012). Desde un punto de vista evolutivo, toda la evidencia sugiere fuertemente que los gliptodontes constituyen un grupo monofilético (ver McDonald & Naples, 2007; Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010, entre otros).

El objeto de esta contribución es mostrar los principales aspectos de la historia evolutiva y biogeográfica en América del Sur de este particular grupo de mamíferos acorazados.

LOS GLYPTODONTIDAE DURANTE EL PALEÓGENO (EOCENO Y OLIGOCENO). ORÍGENES Y PRIMERAS RADIACIONES.

Los comienzos de la historia evolutiva de los gliptodontes coinciden con una importante radiación de los Cingulata en general durante el Eoceno, que incluye probablemente la diferenciación de los primeros gliptodontes (Carlini *et al.*, 2010). En este contexto, los primeros registros del Paleógeno están centrados en el sur de América del Sur, más precisamente en la región patagónica de Argentina. El más antiguo conocido, *Glyptatelus fractus* Ameghino, está representado por un fragmento de osteodermo (Fig. 1A) proveniente de Patagonia de la Edad Mustersense (Eoceno medio-Eoceno tardío) (Simpson, 1948; McKenna *et al.*, 2006) y fueron asignados a la pobremente conocida familia Glyptatelinae, cuya vinculación filogenética con los demás gliptodontes es aun controversial (Carlini *et al.*, en prensa). Los osteodermos de los Glyptatelinae se caracterizan por la presencia, en su superficie expuesta, de una figura central desplazada posteriormente que alcanza el margen posterior del

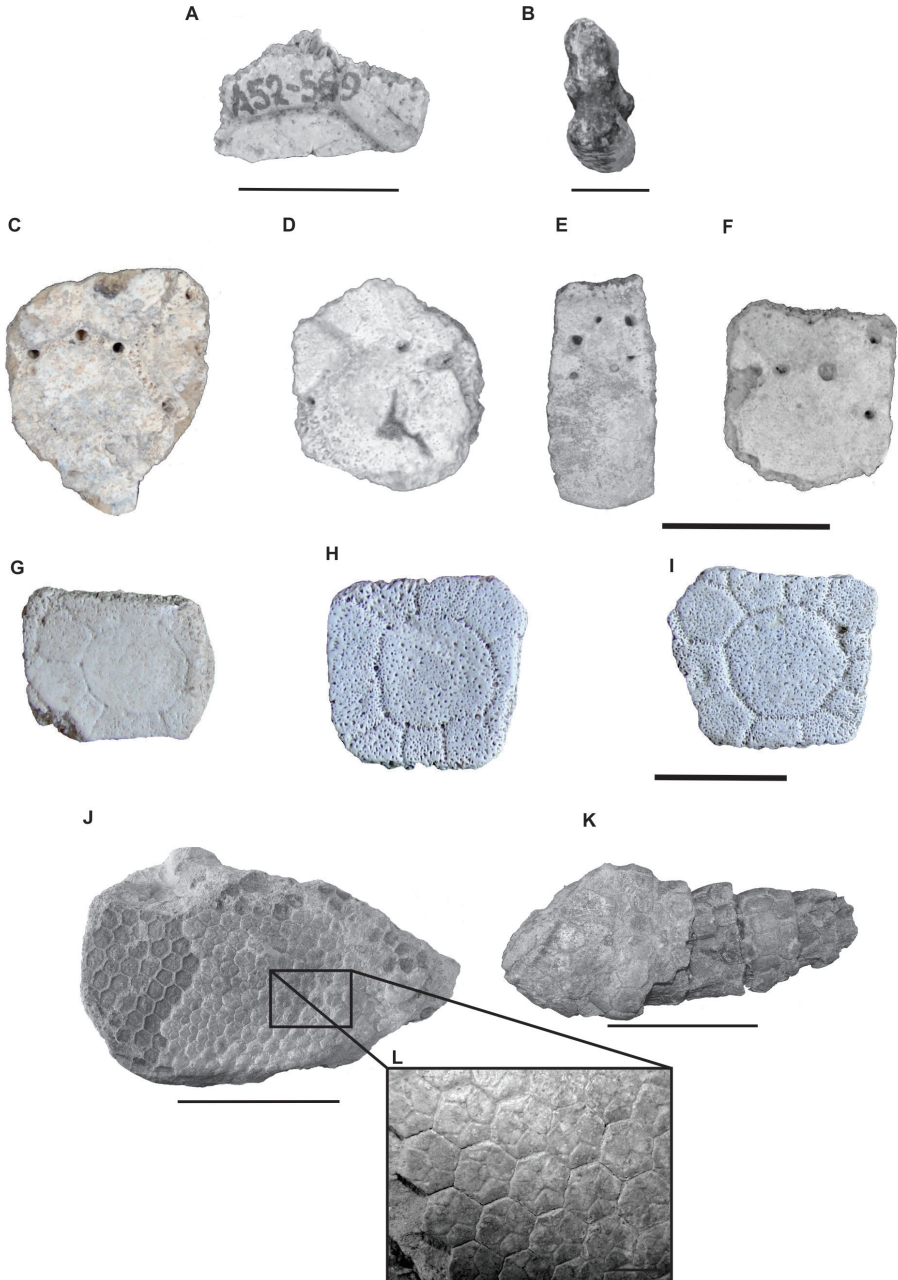


Figura 1. **A)** fragmento de osteodermo de *Glyptatelus fractus* (MACN-A52-569) del Eoceno tardío de la región patagónica, Argentina. Escala: 20 mm; **B)** molariforme originalmente asignado a *G. fractus* ahora interpretado como correspondiente a un Tardigrada (*Pseudoglyptodon*). Escala: 5 mm; **C-F)** osteoderms del Glyptatelineae *Clypeotherium magnun* (MLP 61-IV-11-76) del Oligoceno de la región patagónica, Argentina. Escala: 30 mm; **G-I)** osteoderms de Propalaeohoplophorinae indet (Ctes-Pz 3512) del Oligoceno de la región mesopotámica, Argentina. Escala: 20 mm; **J-L)** *Neoglyptatelus originalis* (JC 529454) del Mioceno medio de Colombia. **J)** Coraza dorsal parcial. Escala: 70 mm; **K)** Armadura caudal. Escala: 50 mm; **L)** detalle de la superficie expuesta de los osteoderms de la coraza. Escala: 10 mm.

osteodermo, rodeada de una hilera de figuritas periféricas anteriores y laterales. Su morfología es muy similar a la de los Dasypodidae Dasypodinae (Scillato-Yané, 1977, Carlini *et al.*, en prensa).

Posteriormente a este primer registro, Carlini *et al.* (2005) han reportado la presencia de Glyptelinae en el Oligoceno temprano de Patagonia. Sin embargo, posterior a estos registros, se observa un hiato de varios millones de años en el registro fósil de los gliptodontes, ya que los siguientes provienen del Oligoceno tardío (Edad Deseadense). Este parece representar un momento de diversificación y radiación, incluyendo la presencia de gliptatelinos de tamaños notables como *Clypeotherium magnum* Scillato-Yané (Fig. 1C-F) en la región Patagónica de Argentina. Los registros de gliptatelinos durante el Deseadense amplían la distribución latitudinal de la subfamilia, ya que se ha reportado su presencia en el Deseadense de Salla-Luribay (Bolivia) (Marshall & Sempere, 1991), Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) y Uruguay (Scillato-Yané, 1988; Bostelmann *et al.*, 2010; Zurita *et al.*, 2016). A estos registros se suma la aparición en el registro fósil de una nueva subfamilia, los Propalaeohoplophorinae (Oligoceno tardío-Mioceno medio), con taxones mucho mejor caracterizados. Desde una perspectiva morfológica, los osteodermos de la coraza dorsal muestran un patrón de ornamentación en “roseta” (Fig. 1 G-I), es decir, una figura central rodeada de una hilera de figuritas periféricas, incluyendo la presencia de algunas más pequeñas accesorias (González Ruiz, 2010). Posiblemente, este patrón de ornamentación se haya originado a partir de aquel observado en los gliptatelinos y del Glyptodontidae *incertae sedis* *Parapropalaeohoplophorus* (Mioceno temprano), ambos caracterizados por un menor número de figuritas periféricas y su ausencia en el borde posterior (Scillato-Yané, 1977; Croft *et al.*, 2007). Notablemente, este patrón de ornamentación se mantendrá prácticamente sin alteraciones en ciertos grupos (e.g. Neosclerocalyptini) hasta el Holoceno temprano (Zurita *et al.*, 2016). Durante el Oligoceno, los registros de esta subfamilia están limitados a osteodermos de la coraza dorsal, que sin embargo evidencian una importante radiación, ya que se distribuyen desde la región Patagónica de Argentina (ca. 43° 51' S) hasta la provincia de Entre Ríos en Argentina y Uruguay (ca. 30° 46' S; Zurita *et al.*, 2016). Hasta la actualidad, todos los registros oligocenos corresponden a Propalaeohoplophorinae indeterminados.

LOS GLYPTODONTIDAE DURANTE EL NEÓGENO Y CUATERNARIO. MOMENTOS DE GRANDES OPORTUNIDADES

El escenario en el sur de América del Sur. A diferencia de lo observado durante el Paleógeno, el registro Neógeno de los gliptodontes es mucho más abundante y diverso. Sin embargo, hasta hace unos años atrás, las formas australes estaban mucho mejor conocidas que las septentrionales, situación que ha comenzado a revertirse en el último tiempo, dando origen a interesantes hipótesis biogeográficas y filogenéticas (Carlini *et al.*, 2008a,b; Carlini & Zurita, 2010; Zurita *et al.*, 2011a, 2013a). Un aspecto interesante que revelaron las últimas revisiones, especialmente en lo concerniente a los Glyptodontidae del sur de América del Sur, es que la diversidad de las diferentes asociaciones es sensiblemente menor a la tradicionalmente reconocida (Zurita *et al.*, 2011b, en prensa).

Durante el Mioceno temprano (Edades Colhuehuapense y Santacrucense) los Propalaeohoplophorinae tienen una importante diversificación en la región patagónica de Argentina, con la presencia de cinco géneros: *Propalaeohoplophorus*, *Cochlops*, *Eucinepeltus*, *Metopotoxus* y *Asterostemma* (González Ruiz, 2010). Hasta el momento, no existen registros neógenos certeros de Propalaeohoplophorinae fuera de Patagonia, ya que los registros argentinos de San Juan y Mendoza asignados a

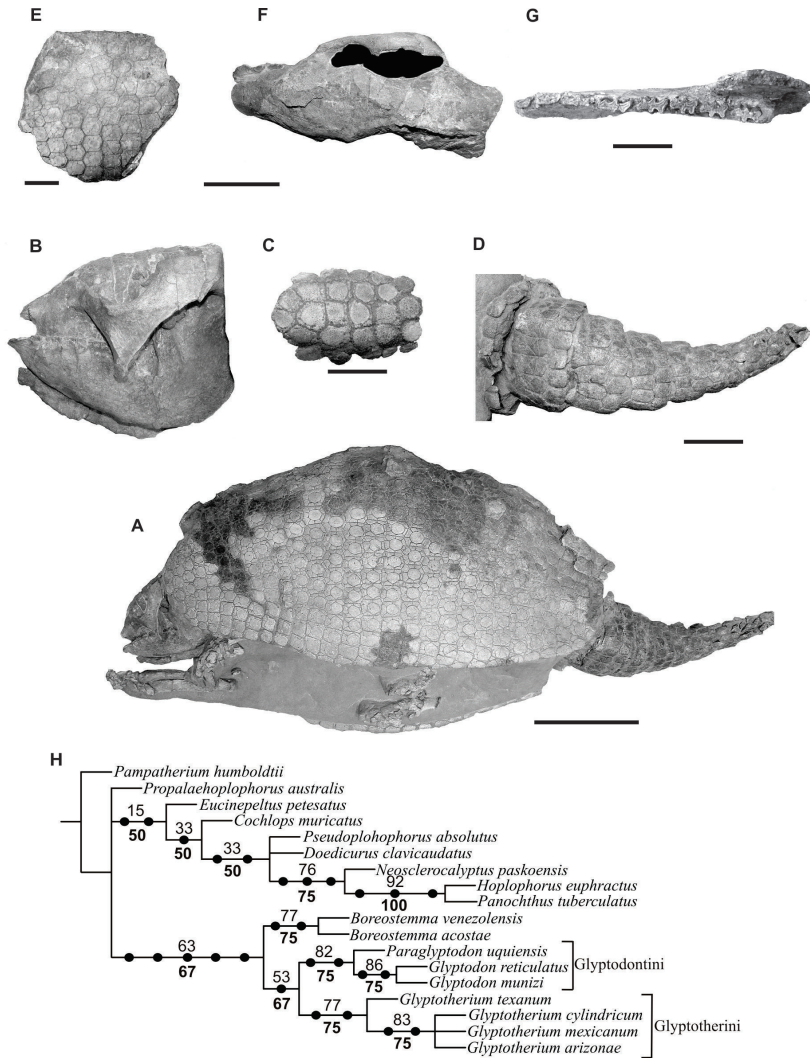


Figura 2. **A)** ejemplar completo de *Boreostemma acostae* (CAL-896). Escala: 100 mm; **B)** cráneo y mandíbula en vista lateral izquierda; **C)** escudete cefálico en vista dorsal; **D)** anillos caudales; **E)** fragmento de coraza dorsal correspondiente al holotipo (ICN-P-225-1); **F)** cráneo en vista dorsal; **G)** hemimandíbula derecha en vista oclusal. Escala: 100 mm; **H)** cladograma mostrando las relaciones filogenéticas entre los Glyptodontidae Glyptodontinae (tomado de Zurita *et al.*, 2013).

Asterostemma y *Propalaeohoplophorinae* indet. son muy fragmentarios (Contreras, 1989; Forasiepi *et al.*, 2009) y *P. andinus* Frailey del Mioceno de Quebrada Honda (Bolivia) y “*Asterostemma*” spp. del Mioceno de Venezuela y Colombia no corresponden a esta subfamilia (Carlini *et al.*, 2008a; Carlini & Zurita, 2010). Una situación particular está representada por *Parapropalaeohoplophorus septentrionalis* Crof, Flynn & Wyss, un taxón proveniente del Mioceno temprano (ca. 17-19 Ma) del norte de Chile, de ubicación basal en la filogenia de los Glyptodontidae, y con un patrón de ornamentación similar al de los gliptatelinos (ver Croft *et al.* 2007).

En el Mioceno medio de Patagonia se encuentran tres “faunas” sucesivas (ca.

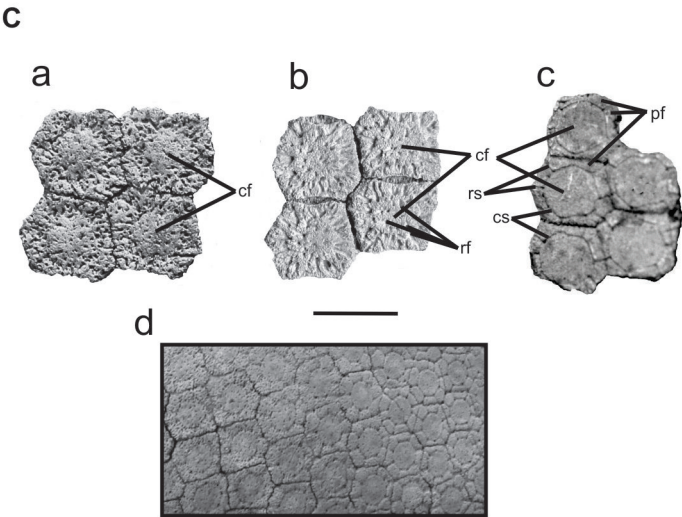
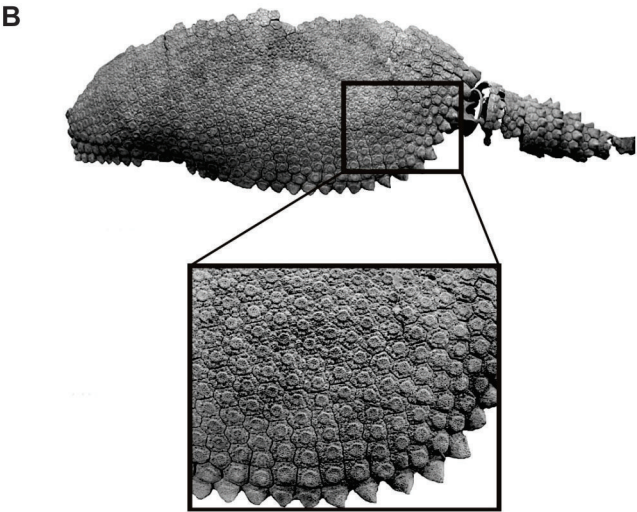
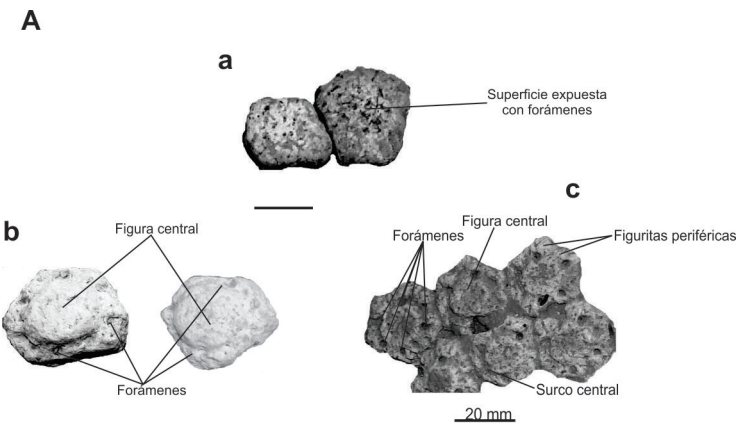
16,5-11,8 Ma) que constituyen la Edad “Friasense” en Patagonia: Friasense s.s., Colloncurense y Mayoense. Las dos primeras faunas incluyen los últimos registros de Propalaeohoplophorinae (Bondesio *et al.*, 1980), mientras que en el Colloncurense se registran además dos gliptodontes de afinidades filogenéticas inciertas, *Eonaucum* y *Paraeucinepeltus* (Scillato-Yané & Carlini, 1998; González Ruiz *et al.*, 2011). Desde una perspectiva filogenética, los Propalaeohoplophorinae parecen constituir un grupo monofilético y hermano de los demás Glyptodontidae (ver Fernicola, 2008), aunque cabe destacar que no todos los géneros han sido incluidos en los análisis efectuados.

El Mioceno medio-tardío (Edad Mayoense) marca la aparición en el sur de América del Sur de los Glyptodontidae Palaeohoplophorini (*Palaeohoplophorus* Ameghino y *Palaeohoplophoroides* Scillato-Yané & Carlini), de afinidades filogenéticas inciertas y conocidas solamente por osteodermos de la coraza dorsal y tubos caudales. A pesar de esto, es posible reconocer caracteres más derivados que aquellos de los Glyptatelinae y Propalaeohoplophorinae, especialmente la presencia de un tubo caudal mucho más desarrollado (Castellanos, 1925; Scillato-Yané & Carlini, 1998). El Piso/Edad Chasicuense (ca. 9,2 Ma) muestra un registro relativamente fragmentario en lo concerniente a gliptodontes en tanto no hay especies reconocidas (Bondesio *et al.*, 1980).

Posteriormente a este lapso, y durante gran parte del Neógeno (Pisos/ Edades Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense; Mioceno tardío-Plioceno) los Glyptodontidae del sur de América del Sur muestran una interesante diversificación, con la aparición en el registro de nuevos linajes. Por primera vez, es posible reconocer diversas asociaciones, especialmente en las regiones Pampeana, Noroeste y Noreste del actual territorio de Argentina. En el “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno; ca. 8,7 Ma y 3,66; ver Esteban *et al.*, 2014) del Noroeste de Argentina, los gliptodontes dominantes están representados por los géneros *Eosclerocalyptus* Ameghino, *Phlyctaenopyga* Cabrera y *Stromaphorus* Castellanos. Se destaca en el “Araucanense” la presencia del registro más antiguo de un Glyptodontidae Glyptodontinae (*Glyptodontidium tuberifer* Cabrera) en ámbitos australes. Varios taxones considerados “emblemáticos” de esta asociación resultaron ser especies de dudosa validez (e.g. *Urotherium* Castellanos y *Lomaphorops* Castellanos; Zurita *et al.*, en prensa), con lo cual la diversidad de gliptodontes es sensiblemente menor a la tradicionalmente supuesta (Fig. 3 B,C). A su vez, la asociación de gliptodontes del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío) del Nordeste de Argentina muestra un predominio de Palaeohoplophorini y Doedicurinae. A diferencia de lo observado en el “Araucanense”, todos los taxones están caracterizados a base de materiales fragmentarios de las corazas dorsal y/o caudal, por lo cual no resulta posible hasta el momento evaluar la validez de la mayoría de las especies ni sus relaciones filogenéticas dentro de los Glyptodontidae (Scillato-Yané *et al.*, 2013).

Una de las asociaciones de Glyptodontidae más recientemente estudiada es la del Neógeno tardío (Plioceno, Pisos/Edades Montehermosense y Chapadmalalense; ca. 5-3,2 Ma; ver Tomassini *et al.*, 2013) de la costa atlántica de Argentina. Los resultados hasta ahora obtenidos dan cuenta de una diversidad muy restringida de Glyptodontidae, contra lo tradicionalmente supuesto. De hecho, los únicos taxones

Figura 3 (página siguiente). **A**) Morfología de la superficie expuesta de los osteodermos en diferentes estadios ontogenéticos en Glyptodontidae Glyptodontinae cuaternarios (**a-c**). Escala: 20 mm; **B**) *Glyptodon reticulatus* (MCA 2013) con un detalle de la ornamentación en los ejemplares juveniles (tomado de Zurita *et al.*, 2009); **C**) *Eosclerocalyptus* (Xen 30), detalle de la región lateral de la coraza dorsal mostrando una alteración de su superficie expuesta, desde un patrón de ornamentación real (**c**) hasta un patrón no real observado en los géneros “*Urotherium*”, “*Lomaphorus*” y “*Trachycalyptus*” (**a** y **b**). Escala: 30 mm. (tomado de Zurita *et al.*, en prensa).



presentes parecen ser los Doedicurinae (*Eleutherocercus antiquus* y cf. *E. antiquus*), y los géneros *Plohophorus* Ameghino, *Eosclerocalyptus* Ameghino y *Nopachthus* Ameghino (Zamorano *et al.*, 2011, 2015a; Zurita *et al.*, 2011a, 2016, en prensa). Como en el caso de la fauna de gliptodontes del “Araucanense”, taxones “emblemáticos” y/o de importancia bioestratigráfica como *Lomaphorus*, *Trachycalyptus*, *Urotherium* y *Paraglyptodon chapalmalensis* deben ser considerados como de dudosa validez (Cruz *et al.*, 2015; Zurita *et al.*, en prensa) (Fig. 3-B,C). De modo interesante, la fauna de gliptodontes de los Pisos/Edades Montehermosense y Chapadmalalense parece compartir la mayoría de los géneros y especies, lo cual apoya la hipótesis de Tomassini *et al.* (2013) acerca de la extensión cronológica del Montehermosense. Desde una perspectiva filogenética, algunos de los taxones registrados (e.g. cf. *Eleutherocercus antiquus*) aparecen como grupos hermanos de las formas terminales del Pleistoceno (Zurita *et al.*, 2016).

El Piso/Edad Marplatense (Pleistoceno temprano) prácticamente no cuenta con registros confiables en tanto la mayoría está representado por restos fragmentarios de corazas y/o tubos caudales, aunque son destacables los primeros registros de géneros típicamente pleistocenos (e.g. *Neosclerocalyptus* Paula Couto) (Zurita *et al.*, 2013b). Muy posiblemente la escasez de afloramientos marplatenses sea la principal causa del pobre conocimiento de los gliptodontes de este lapso (Isla *et al.*, 2015).

La aparición de las formas típicamente pleistocenas se registra principalmente en afloramientos como en las “Toscas del Río de La Plata” (ca. 1.07 Ma) con los géneros *Glyptodon* Owen, *Doedicurus* Burmeister, *Panochthus* Burmeister y *Neosclerocalyptus* (Fig. 4 B-F) (Soibelzon *et al.*, 2010), aunque algunos de ellos cuentan con registros previos. Por su parte, los registros más tardíos del Holoceno temprano corresponden a los géneros *Doedicurus* y *Neosclerocalyptus* (ver Soibelzon *et al.*, 2012).

Desde un punto de vista biogeográfico, resulta llamativo el hecho de que la mayor diversidad de gliptodontes parece estar restringida al sur de América del Sur. De hecho, a partir de aproximadamente los 20°S se observa una notable disminución en esta diversidad, ya que en el sector este se registran casi con exclusividad los géneros *Panochthus* y *Glyptodon* a lo que deben sumarse registros esporádicos de *Hoplophorus* Lund y del género norteamericano *Glyptotherium* Osborn. Por otro lado, el sector oeste se caracteriza por la presencia casi exclusiva de *Glyptodon* y *Panochthus* (Zurita *et al.*, 2009, 2012).

El escenario en el norte de América del Sur. Hasta hace unos pocos años atrás, muy poco se sabía de las formas de gliptodontes del norte de América del Sur (ca. 11°-5°N). El escenario, en parte extrapolado del sur de América del Sur, daba cuenta de la probable presencia de Propalaeohoplophorinae en el Mioceno y Plioceno temprano de Colombia y Venezuela (Carlini *et al.*, 2008a). Además, Carlini *et al.* (1997) y Villarroel & Clavijo (2005) reconocieron la presencia de gliptatelinos en el Mioceno medio de Venezuela (Fig. 1 J-L). Un nuevo análisis de estas faunas revela la existencia de un panorama diferente. En este sentido, Carlini *et al.* (2008a) y Zurita *et al.* (2013a) han demostrado que las formas del Mioceno medio de Colombia y Venezuela (ca. 11,8–13,5 Ma) no corresponden a Propalaeohoplophorinae sino a Glyptodontinae basales (*Boreostemma* spp.) (Fig. 2). A partir de este stock mioceno “basal” los Glyptodontinae parecen seguir dos vías evolutivas diferentes. Por un lado su llegada al sur de América del Sur durante algún momento del Mioceno tardío (*Glyptodontidium tuberifer* Cabrera) parece coincidir con al acmé del desarrollo de la “Edad de las planicies australes” (ca. 11-3 Ma; ver Pascual & Bondesio, 1982), lo que pudo haber estimulado la radiación hacia el sur de estos gliptodontes. Por otro lado, las formas del norte de América del Sur constituyeron muy posiblemente el stock de las formas que durante el Plioceno tardío (*Boreostemma*?) formaron parte del Gran

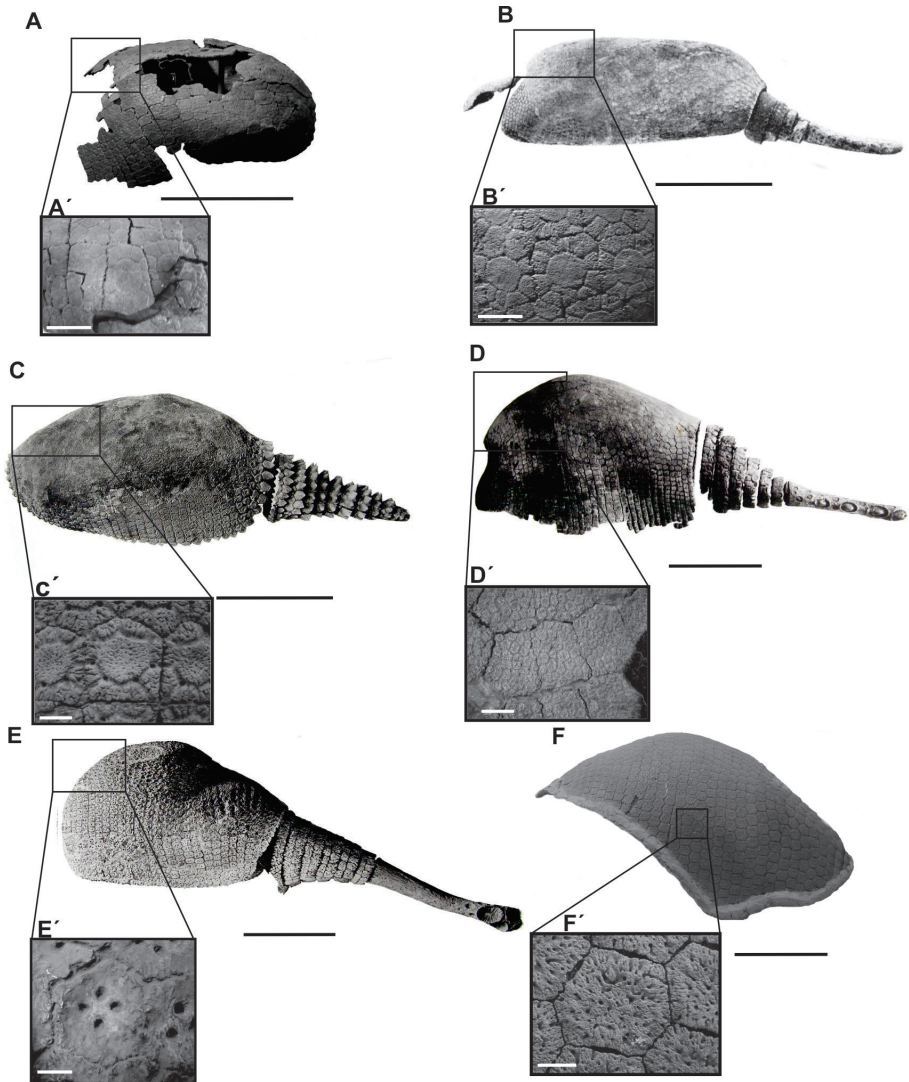


Figura 4. Gliptodontes con registros en el sur de América del Sur. **A)** *Propalaeohoplophorus* sp.; **B)** *Neosclerocalyptus ornatus*; **C)** *Glyptodon reticulatus*; **D)** *Panochthus tuberculatus*; **E)** *Doedicurus clavicaudatus*; **F)** *Neuryurus* sp. Escala: 1000 mm. **A'-F')** detalle de las superficies expuestas de los osteodermos de la coraza dorsal. Escala: 20 mm.

Intercambio Biótico Americano (Carlini & Zurita, 2010; Zurita *et al.*, 2011a). De hecho, los taxones de América Central y del Norte (*Glyptotherium* spp.) comparten un alto número de potenciales sinapomorfias con las del Plioceno tardío de Venezuela. Por su lado, las formas del sur de América del Sur (*Glyptodontidium*-*Paraglyptodon*-*Glyptodon*) parecen haber seguido un camino evolutivo diferente desde al menos el Mioceno tardío (Zurita *et al.*, 2011a, 2013a).

Por otro lado, y hasta hace unos años atrás, el único Glyptodontinae pleistoceno registrado en América del Sur correspondía al género *Glyptodon*. Sin embargo, Carlini *et al.* (2008b) y Oliveira *et al.* (2010) observaron la presencia, en el Pleistoceno

tardío de Venezuela (ca. 12-14 ka.) y Brasil (ca. 58-63 ka), del género norteamericano *Glyptotherium*. Esto permitió postular una interesante hipótesis biogeográfica: a) las formas del Plioceno tardío de Venezuela (*Boreostemma*?) parecen haber constituido el stock que luego formó parte del GABI; b) en América Central o del Norte se originó el género *Glyptotherium*, que en algún momento del Pleistoceno tardío y posiblemente vinculado a un lapso glacial, reingresó a América del Sur; c) su distribución en este subcontinente sugiere que, luego de su reingreso, *Glyptotherium* podría haber seguido una ruta migratoria paralela al mar Caribe y al océano Atlántico hacia el sur, alcanzando los 20° S (Oliveira *et al.*, 2010; Zurita *et al.*, 2012).

Finalmente, para el Pleistoceno del Norte de América del Sur es posible reconocer la presencia de *Panochthus*, *Glyptodon* y *Glyptotherium* en el sector este y de *Panochthus* y *Glyptodon* en el sector oeste.

En este escenario, es posible remarcar algunas cuestiones biogeográficas interesantes: a) *Glyptodon* es el único Glyptodontinae presente en la parte austral de América del Sur hasta aproximadamente los 20° S; b) Hacia el norte, y hacia la parte occidental, paralelo a la cordillera de los Andes, *Glyptodon* es el único Glyptodontinae presente hasta aproximadamente los 3300 msn (Pujos & Salas, 2004), hasta los actuales territorios de Colombia y, posiblemente, Venezuela (Zurita *et al.*, 2009); c) *Glyptotherium* está presente en un corredor paralelo al mar Caribe y al océano Atlántico, siempre vinculado a áreas de planicies. De hecho, la distribución de *Glyptotherium* coincide con el corredor oriental propuesto por Webb (1978, 1985; ver también McDonald, 2005), utilizado por varios clados de mamíferos como vía de dispersión.

La problemática de los Glyptodontidae en latitudes medias de América del Sur. Una limitante importante a la hora de comprender la evolución biológica y biogeográfica de los gliptodontes está dada por el muy escaso conocimiento de las formas, especialmente neógenas pero también cuaternarias, en latitudes medias en América del Sur (Tejada *et al.*, 2015). Los registros más antiguos de gliptodontes provienen del Mioceno medio temprano de Fitzcarrald del Amazonas peruano y muestran una interesante vinculación con los del Mioceno medio de la Venta (Colombia) en tanto comparten *Boreostemma* y *Neoglyptatelus*, lo cual resulta esperable dada la configuración paleobiogeográfica y paleoambiental de América del Sur en ese lapso (ver Tejada *et al.*, 2015; Gross *et al.*, 2011). La presencia en esta asociación del Glyptodontidae *incertae sedis* *Parapropalaehoplophorus* implica una notable extensión temporal y latitudinal de este gliptodonte, aunque el estado de los restos implica ser cautos (ver Tejada *et al.*, 2015, fig. 4 A). Un poco posterior a esta asociación, se encuentran los gliptodontes del Mioceno tardío de Acre (Brasil) que, de acuerdo a Cozzuol (2006), muestran una estrecha afinidad taxonómica con aquellos del “Mesopotamiense”, producto en parte de la desaparición del “complejo lacustre Pebas” que permitió una conexión biogeográfica entre el norte y sur de América del Sur. Si bien la hipótesis es interesante, una revisión de los gliptodontes resulta necesaria. A su vez, la diversidad de gliptodontes del Plioceno, y especialmente los del Pleistoceno, muestra una interesante diferenciación entre las regiones oeste y este. La diversidad del sector este está limitada a los géneros *Panochthus* y *Glyptodon* con mayor frecuencia de registros, seguidos de *Glyptotherium* y *Hoplophorus*, en tanto que el sector oeste se caracteriza por la presencia de los géneros *Glyptodon* y *Panochthus*. Si bien ambos sectores comparten los géneros *Panochthus* y *Glyptodon*, cabe destacar que la especie son diferentes, incluyendo posibles casos de endemismos (ver Porpino *et al.*, 2014; Zamorano *et al.*, 2015b).

CONCLUSIONES

La aparición de Glyptodontidae en el registro fósil coincide con un período de radiación y diversificación dentro de los Cingulata durante el Paleógeno temprano (Carlini *et al.*, 2010). Más precisamente, los primeros registros provienen del Eoceno tardío de la región Patagónica de Argentina y corresponden a la escasamente conocida subfamilia Glyptatelinae. Posteriormente, los próximos registros provienen del Oligoceno tardío (Edad Desdeadense) y corresponden a Glyptatelinae y Propalaehoplophorinae, siempre restringidos al sur de América del Sur (ca. 48°-17°S). El Mioceno medio-tardío marca una evidente radiación y diversificación en los Glyptodontidae, cuya distribución latitudinal ocupa prácticamente toda América del Sur. Sin embargo, la evidencia paleontológica sugiere que, mientras que en el sur de América del Sur el Mioceno temprano-medio podría representar un período de diversificación (ya que para el Mioceno tardío están diversificados todos los linajes) (Fernicola, 2008; González Ruiz *et al.*, 2011), en el norte de América del Sur (ca. 11°N-5°S) la situación fue diferente. Allí, desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío, los únicos Glyptodontidae presentes son los Glyptodontinae (*Boreostemma*, *Glyptodon* y *Glyptotherium*), *Panochthus* y, probablemente, los Glyptatelinae (pero ver Porpino *et al.*, 2009). Esta marcada diferenciación entre las faunas australes y septentrionales podría deberse, al menos en parte, al aislamiento producido durante el Mioceno medio (ca. 23 Ma) por el “Iago Pebas”. Los escasos registros de gliptodontes provenientes de latitudes medias parecen apoyar parcialmente este escenario, aunque resulta necesario el hallazgo de restos más completos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a la Comisión Organizadora de las XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados por la invitación efectuada. Este agradecimiento se hace extensivo al personal de todas las instituciones nacionales y extranjeras que permitieron el acceso a los materiales para su estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Asher, R.J., Bennett, N. & T. Lehmann. 2009. The new framework for understanding placental mammal evolution. *BioEssays* 31: 853–864
- Bondesio, P., Laza, J.H., Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P. & M.G. Vucetich. 1980. Estado actual del conocimiento de los Vertebrados de La Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de La Provincia de Buenos Aires. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, 1978*, Tomo III: 101–127.
- Bostelmann, E., Rinderknecht, A., Ciancio, M.R., Toriño, P. & D. Perea. 2010. Oligocene Glyptodontidae (Mammalia, Cingulata) from the Fray Bentos Formation of Uruguay. *I Congreso Uruguayo de Zoología y X Jornadas de Zoología del Uruguay “Prof. Federico Achaval”*: 74.
- Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. & G.J. Scillato-Yané. 1997. Armored Xenarthrans: A Unique Taxonomic and Ecologic Assemblage. In: R.F. Kay, R.L. Cifelli, J.J. Flynn & R.H. Madden (eds.), *Vertebrate Paleontology of the Miocene Honda Group, Republic of Colombia*. Smithsonian Institution Press 13: 213–226.
- Carlini, A.A., Ciancio, M. & G.J. Scillato-Yané. 2005. Los Xenarthra de Gran Barranca: Más de 20 Ma de Historia. *XVI Congreso Geológico Argentino Actas*: 419–424.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. & G.J. Scillato-Yané. 2008b. A new glyptodont species from Codore Formation (Pliocene), Estado Falcón (Venezuela), and the ‘*Asterostemma*’ problem. *Palaeontologische Zeitschrift* 82(2): 125–138.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. & O. Aguilera. 2008a. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of Northern South America. *Palaeontologische Zeitschrift* 82(2): 139–152.

- Carlini, A.A. & A.E. Zurita. 2010. An introduction to Cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela. *In*: M.R. Sánchez-Villagra, O. Aguilera & A.A. Carlini, (eds.), *Urumaco & Venezuelan Palaeontology*, Indiana University Press, 6: 233-255.
- Carlini A.A., Ciancio, M.R. & G.J. Scillato-Yané. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in Gran Barranca; biostratigraphy and palaeoecology. *In*: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich & R.F. Kay (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 106-129.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre Evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (Hicanodonta), Rosario. *Revista El Círculo*: 93-96.
- Contreras, V.H. 1989. Vertebrados fósiles y edad de la Formación Chinchas, Calingasta, San Juan. *VI Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Asociación Paleontológica Argentina* Resúmenes: 7-10
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 85–203.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. & A.R. Wyss. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 781–797.
- Cruz, L.E., Fernicola, J.C., Taglioretti, M. & N. Toledo. 2015. A reassessment of the taxonomic status of *Paraglyptodon* Castellanos, 1932 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontia). *Journal of South American Earth Sciences* DOI: 10.1016/j.jsames.2015.11.012.
- Delsuc, F. & E. Douzery. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. *In*: S.F. Vizcaino & W.J. Loughry (eds.), *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, pp. 11-23.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & E.J.P. Douzery. 2002. Molecular Phylogeny of Living Xenarthrans and the Impact of Character and Taxon Sampling on the Placental Tree Rooting. *Molecular Biology and Evolution* 19(10): 1656-1671.
- Engelmann, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. *In*: G.G. Montgomery (ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 51–64.
- Esteban, G., Nasif, N. & S.M. Georgieff. 2014. Cronobioestratigrafía del Mioceno tardío–Plioceno temprano, Puerta de Corral Quemado y Villavil, provincia de Catamarca, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 26(2): 165–192
- Fernicola, J.C. 2008. Nuevos aportes para la Sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45(3): 553-575.
- Gaudin, T.J. & J.R. Wible. 2006. The Phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. *In*: M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Bolb & J.R. Wible (eds.), *Amniote Paleobiology. Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. The University of Chicago Press, pp. 153-198.
- Gois-Lima, F. 2013. *Análisis morfológico y afinidades de los Pampatheriidae (Mammalia, Xenarthra)*. Tesis doctoral (inédita), Universidad Nacional de La Plata, 263 pp
- González Ruiz, L.R. 2010. *Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades Santacrucense y "Friasense")*. Revisión sistemática y consideraciones bioestratigráficas. Tesis Doctoral (inédita), Universidad Nacional de La Plata, 471 pp.
- González Ruiz, L.R., Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Zamorano, M. & M.F. Tejedor. 2011. Un nuevo Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) del Mioceno de Patagonia (Argentina) y comentarios acerca de la sistemática de los gliptodontes del SALMA "Friasense". *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28(3): 566-579.
- Gunnell, G.F. & K.D. Rose. 2008. "Edentata" summary. *In*: C.M. Janis, G.F. Gunnell & M.D. Uhen (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Cambridge University Press, 2008. <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511541438.009>
- Marshall, L.G. & T. Sempere. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *In*: R. Suarez-Soruco (ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia*. *Revista Técnica de YPF* 12(1): 631–652.
- McDonald, G.H. 2005. Paleocology of extinct Xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45(4): 319-340.
- McDonald, G.H. & V.L. Naples. 2007. Xenarthra. *In*: C.M. Janis, G.F. Gunnell, M.D. Uhen (eds.),

- Evolution of Tertiary Mammals of North America*, vol 2. Cambridge University Press, pp. 147-160.
- McKenna, M.C., Wyss, A.R. & J.J. Flynn. 2006. Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from central Chile and Argentine Patagonia. *American Museum Novitates* 3536: 1-18.
- O'Leary, M.A., J.I. Bloch, J.J. Flynn, T.J. Gaudin, A. Giallombardo, N.P. Giannini, S.L. Goldberg, B.P. Kraatz, Z.-X. Luo, J. Meng, X. Ni, M.J. Novacek, F.A. Perini, Z.S. Randall, G.W. Rougier, E.J. Sargis, M.T. Silcox, N.B. Simmons, M. Spaulding, P.M. Velazco, M. Weksler, J.R. Wible, A.L. Cirranello. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science* 339: 662-667.
- Olivera, E.V. & L.P. Bergqvist. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from de Itaboraí Basin, Brazil. *A.P.A. Publicación Especial n° 5. Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 35-40.
- Oliveira, E.V., Porpino, K. & A.L.M.F. Barreto. 2010. On the presence of *Glyptotherium* in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of "*Glyptodon*" and "*Chlamydotherrum*". *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 258/3: 353-363.
- Pascual, R. & P. Bondesio. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeryidae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 29: 19-35.
- Porpino, K.O., Fernicola, J.C. & L.P. Bergqvist. 2009. A new cingulate (Mammalia, Xenarthra) *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov. from the late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 881-893.
- Porpino, K.O., Fernicola, J.C. & L.P. Bergqvist. 2010. Revisiting the intertropical Brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 911-927.
- Porpino, K.O., Fernicola, J.C., Cruz, L.E. & L.P. Bergqvist. 2014. The intertropical Brazilian species of *Panochthus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontoidea): a reappraisal of their taxonomy and phylogenetic affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(5): 1165-1179.
- Pujos, F. & R. Salas. 2004. A Systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de l'Institut Français d'Etudes Andines* 33: 331-377.
- Scillato-Yané, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno Superior) de Itaboraí, Brazil. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 48: 529-530.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Désadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 487: 249-262.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. *Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP 159 pp, 57 láminas.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 151-155.
- Scillato-Yané, G.J. 1988. Algunos Cingulata (Mammalia, Edentata) del Oligoceno de Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina). *V Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, resúmenes: 26.
- Scillato-Yané, G.J. & A.A. Carlini. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno Medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmantisencia* 34: 43-67.
- Scillato-Yané, G.J., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A.A., González Ruiz, L.R., Krmpotic, C., Oliva, C. & M. Zamorano. 2013. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del "Conglomerado osífero" de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío) de Entre Ríos, Argentina. *En: D. Brandoni & J.I. Noriega (eds.), El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 112-128.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the Age of Mammals in South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91: 1-232.
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E. & C.M. Krmpotic. 2010. Los Xenarthra del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(3): 449-469.
- Soibelzon, L.H., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Piazza, D., Rodríguez, S., Soibelzon, E., Tonni, E.P., San Cristobal, J. & E. Beilinson. 2012. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la región Pampeana de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15(1): 105-112.
- Tejada-Lara, J.V., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., De Franceschi,

- D., Espurt, N., Urbina, M. & P.O. Antoine. 2015. Life in Proto-Amazonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia). *Palaeontology* 58(2): 341–378.
- Tomassini, R., Montalvo, C.I., Deschamps, C.M. & T. Manera. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 31–42.
- Villarroel, C. & J. Clavijo. 2005. Los mamíferos fósiles y las edades de las sedimentitas continentales del Neógeno de la costa Caribe colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 29: 345–356.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Fernicola, J.C. & M. Bargo. 2011. Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 48(3): 305–319.
- Webb, S.D. 1978. A history of savanna Vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review Ecology Systematic* 9: 393–426.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersal between the Americas. In: F.G. Stehli & S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York and London, pp. 357–386.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., González Ruíz, L.R. & A.E. Zurita. 2011. Revisión de los géneros *Nopachthus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13: 59–68.
- Zamorano, M., de los Reyes, M., D.G. Poiré & G.J. Scillato-Yané. 2015a. Primer registro fehaciente de *Nopachthus coagmentatus* (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) en la región Pampeana, Argentina. Contexto estratigráfico. *Estudios Geológicos* 71(1): doi:10.3989/egol.41808.339.
- Zamorano, M., Oliva, C., Scillato-Yané, G.J., Ferreira, J.D. & A.E. Zurita. 2015b. Primer registro de *Panochthus greslebbi* Castellanos (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorini) para la región Pampeana. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18(3): 555–564.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Soibelzon, E., Carlini, A.A. & F. Paredes-Ríos. 2009. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 251/2: 225–237.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A., Gillette, D. & R. Sánchez. 2011a. Late Pliocene Glyptodontinae (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) of South and North America: morphology and paleobiogeographical implications in the GABI. *Journal of South American Earth Sciences* 31: 178–185.
- Zurita, A.E., Oliveira, E., Toriño, P., Rodríguez-Bualó, S.M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C. & J. Krapovickas. 2011b. On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paleontologie* 97: 63–83.
- Zurita, A.E., Miño-Boilini, A.R., Francia, A. & J.E. Arenas-Mosquera. 2012. The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15(3): 273–280.
- Zurita, A.E., González Ruiz, L.R., Gómez-Cruz, A. & J.E. Arenas-Mosquera. 2013a. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(3): 698–706.
- Zurita, A.E., Taglioretti, M., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Luna, C., Boh, D. & M. Magnussen Saffer. 2013b. A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto (Mammalia: Xenarthra: Cingulata): the oldest record of the genus and morphological and phylogenetic aspects. *Zootaxa* 3721(4): 387–398.
- Zurita, A.E., Taglioretti, M., De los Reyes, M., Scillato-Yané, G.J., Oliva, C. & F. Scaglia. 2016. First Neogene skulls of Doedicurinae (Xenarthra, Glyptodontidae): morphology and phylogenetic Implications. *Historical Biology* 28(3): 423–432.
- Zurita, A.E., González Ruiz, L.R., Miño-Boilini, A.R., Herbst, R., Scillato-Yané, G.J. & P. Cuaranta. 2016. Paleogene Glyptodontidae Propalaeohoplophorinae (Mammalia, Xenarthra) in extra-Patagonian áreas. *Andean Geology* 43(1): 127–136.
- Zurita, A.E., Taglioretti, M., de los Reyes, M., Cuadrelli, F. & D. Poiré. (en prensa). Regarding the real diversity of Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) in the late Pliocene (Chapadmalalan Age/Stage) of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*.